



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

SOFIA AMORIM MARTINS

O COMPORTAMENTO DE MACHOS DE *MISCHOCYTTARUS NOMURAE*
INFLUENCIA O FITNESS?

FORTALEZA

2021

SOFIA AMORIM MARTINS

O COMPORTAMENTO DE MACHOS DE *MISCHOCYTTARUS NOMURAE*
INFLUENCIA O FITNESS?

Monografia submetida à Coordenação do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette

FORTALEZA

2021

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

M346c Martins, Sofia Amorim.
O comportamento de machos de *Mischocyttarus nomurae* influencia o fitness? / Sofia Amorim Martins.
– 2021.
31 f. : il. color.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências,
Curso de Ciências Biológicas, Fortaleza, 2021.

Orientação: Prof. Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette.

1. Insetos sociais. 2. Razão sexual. 3. Ousadia. 4. Divisão de tarefas. I. Título.

CDD 570

SOFIA AMORIM MARTINS

O COMPORTAMENTO DE MACHOS DE *MISCHOCYTTARUS NOMURAE*
INFLUENCIA O FITNESS?

Monografia submetida à Coordenação do Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para a obtenção do título de bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette

Aprovada em: 08/04/2021.

BANCA EXAMINADORA

Prof Dr. Lorenzo Roberto Sgobaro Zanette (Orientador)
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Prof. Dr. Paulo Cascon
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Me. João Paulo Silva Almir
Universidade Federal do Ceará (UFC)

Dedico este trabalho ao imenso universo das
pequenas Mischo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, à Universidade Federal do Ceará. Tenho muito orgulho do lugar que foi minha segunda casa por quase 5 anos e que também corre nas minhas veias. Bivô, esse diploma só existe por sua causa. A UFC me ensinou mais do que eu poderia pedir e imaginar, me transformou como pessoa. Espero que sigamos defendendo uma educação de qualidade e gratuita para todos.

Essa monografia é dedicada, com todo o meu coração, à minha família. Meus pais, Murilo e Cristiane, por sempre apoiarem meus estudos e meus sonhos. Pai, guardarei para sempre a lembrança de quando você virou todo orgulhoso pra uma pesquisadora no Butantã e disse que sua filha era bióloga... Quando eu estava no meu primeiro mês de aula. Minha primeira referência em pinguins, golfinhos da Praia de Iracema e foquinhas moin moin. Mãe, você que guardou uma anilha provisória de tartaruga marinha de Noronha e me entregou, com todo o carinho e delicadeza, antes de eu pegar o avião rumo a um dos maiores desafios da minha vida. Prometo que terei cuidado com cobras em todas as minhas aventuras. Eu amo muito vocês. Ao Artur, meu irmão e companheiro de vida. Eu sou a pessoa mais sortuda do mundo por dividir minha vida com você. Você é meu orgulho e te ver conquistar o mundo aquece o meu coração. A gente ainda vai mergulhar, velejar e ver muitos bichos legais por aí. Meu avô Vicente foi o primeiro biólogo que eu conheci, no caso, biólogo de coração. Esse trabalho também é dedicado a ele. Muito obrigada por me mostrar como a natureza é magnânima. Dedico também à minha prima Mariana, que sempre teve um olhar investigativo e apaixonado pela biologia, e que incentivou nessa (nossa) formação.

Ao Prof. Dr. Lorenzo Zanette, meu orientador, pelo acompanhamento nesses quase quatro anos. Fui, ainda no meu primeiro ano de graduação, pedir para entrar no seu laboratório “das formigas”, e acabei me encantando com as vespas. Fui guiada a um mundo de questionamentos, pensamento crítico evolutivo e muita responsabilidade. Muito obrigada por me confiar este trabalho tão longo, tão cheio de altos e baixos, principalmente se tratando de minha pessoa... Grata por todo o conhecimento compartilhado, seja de comportamento ou de ótimas músicas grunge. Ser sua orientanda é um privilégio.

Ao EvoLab, por ser “minha casa dentro da minha segunda casa” por quase 4 anos. Foram inúmeros Journal Clubs (e o cafezinhos depois), confraternizações de amigo secreto, momentos de desespero compartilhados, ajudas com estatística, aconselhamentos profissionais (e pessoais) e, principalmente, muitas risadas. Meu agradecimento aos pós-grad: Jozi, Márcia, Clóvis, Carol e Chris. Um agradecimento especial ao Sérgio, por tantas dúvidas sanadas. Você

é uma das pessoas mais divertidas e focadas que eu conheço, você vai longe! Agradeço aos colegas de lab e de graduação: Manu, Camila, Ramon e Rianne. Agradeço, também, aos colegas que passaram pelo EvoLab: Letícia, Reinaldo, Andreza, Raquelzinha e Stella. Agradeço, especialmente, à Cíntia, a bióloga-artista que mais admiro, e que de colega de lab virou amiga. Muito obrigada pelo apoio com as Mischo e por tantos outros momentos bons compartilhados. Espero ansiosamente me reunir com cada EvoLiber acima citado em um happy hour do Bulls! Vocês são incríveis.

Ao Prof. Dr. Paulo Cascon e ao Prof. Me. João Paulo Almir, pela gentileza ao aceitarem compor a banca.

Seria impossível escrever qualquer texto sobre minha experiência acadêmica sem falar das “minhas meninas, squad, gases, saiam de loja online, mundinho barcos” ou qualquer um dos nomes estranhos que a gente escolhe pro grupo do Whatsapp. Ariane, Bea, Cath, Ddza, Dríade, Vanessão e Rocha: se eu cheguei aqui com um sorriso no rosto, é porque eu conheci vocês. Não existe nada como o nosso companheirismo, nossas fofocas, estudos desesperados em véspera de prova, as torcidas pra professora liberar um grupo de 7, até nossos surtos e discussões. As vezes em que a gente esperava por todas pra tomar café na Geologia, pegar fila do RU. Esse companheirismo, no entanto, era colocado em prova quando a gente precisava correr pra pegar o assento espaçoso do segundo andar do ônibus Megazord. Tudo na gente tem história: nossos Sábado Eu ** ****, calls pra budejar, saídas pra festinhas e o nascer do Sol no terraço friozinho. Eu amo e tenho orgulho de cada parte das mulheres que vocês se tornaram, e é uma honra ter dividido esses 5 anos preciosos com vocês. Espero dividir muito mais. A gente se encontra em breve no Toca, vacinadas e dividindo batatinha.

Ester, minha amiga inseparável. Parte essencial dos melhores momentos e meu ombro amigo nos piores! Eu sou muito grata por a gente ter se aproximado, já quase no meio da graduação, e espero não desgrudar nunca mais. Muito obrigada por ser meu pé no chão em tantas vezes, por estar comigo nas minhas piores crises e por me fazer não desistir dessa monografia. Grata por você me confiar o seu coração, a companhia nas melhores festinhas, o glitter dividido e até o seu cabelo (kkkkk). Você é uma mulher incrível, guerreira, inteligentíssima e sensível. Conte comigo para tudo, te amo. No próximo carnaval possível, só vai dar a gente.

Ao Cláudio Felipe, meu namorado, que esteve presente nos momentos tão difíceis dos últimos meses. Obrigada por me incentivar, sempre com muito carinho, a enfrentar meus medos. A foquinha reclamona te ama e te admira. Zap!!!

Aos meus amigos da biologia: Ryan, Renan, Thiago Guerra, Pauly, Pedro Arruda, Pedro Gonçalves, Bruna e João Vitor. Um agradecimento especial à Gestão Ponto Azul, por me acolher na Semana Zero e me apresentar a pessoas incríveis do curso.

Ao Matheus Mourão “Padawevis”, meu irmão escoteiro/biólogo. Tenho grande admiração por você. Ainda acamparemos no quadradinho e procuraremos fósseis no Cariri!

Aos meus amigos da vida: Gabriel Garcia, Peibefeice, Prisco, Raul, Jordana, Marianna Letícia, Victoria Viana, Victória Freitas e Bárbara. Ao Rômulo, pela amizade e pelo apoio desde que eu me entendo por gente.

À AQUASIS, por me escolher como voluntária e me proporcionar a experiência de fazer a diferença na conservação dos mamíferos marinhos.

Ao CRAM-FURG, ter confiado em mim para cuidar de seus pinguins, tartarugas e... Pinípedes <3 Muito grata aos aprendizados e às amizades que fiz no melhor mês da minha vida.

Ao professor Vicente Faria, pelo apoio no meu primeiro trabalho com os pinípedes.

À Alexandra Asanovna Elbakyan, fundadora do Sci-Hub, por sua missão de democratizar a ciência. Sem você, este trabalho certamente não seria possível.

A todas as formas de vida, tão fascinantes e tão maiores do que podemos entender.

*“You know it never stays the same
and they will never tell you you're all to blame
Please don't live in fear”
(Bon Iver)*

RESUMO

Nos insetos eussociais, as fêmeas subordinadas realizam cuidado com o ninho como uma forma de obter fitness direto e indireto. Alguns comportamentos que podem ser observados são distribuição de alimento às larvas irmãs e a proteção do ninho contra invasores. Os machos, em contrapartida, apresentam vida curta e, em geral, não participam dessas tarefas. No entanto, dados sobre o comportamento de machos de himenópteros sociais são ainda escassos. Essa lacuna é ainda maior quando considera-se as vespas eussociais tropicais e endêmicas do Brasil. Este estudo teve como objetivo identificar diferenças no comportamento de machos e fêmeas de *Mischocyttarus nomurae*, verificando se o número de prole está relacionado ao comportamento de machos e de fêmeas. Para tanto, foram amostrados 46 ninhos no Campus do Pici da UFC. Após um censo de 14 meses para o acompanhamento demográfico da população no campus foram feitos experimentos, *in situ*, em 28 ninhos. Foram aferidas duas medidas de ousadia e uma de cuidado com a prole. Um total de 48 machos e 352 fêmeas respondeu a 3 testes. Foi encontrada relação positiva e significativa entre o sucesso reprodutivo (número de imaturos) e o número de fêmeas por ninho, mas não com o número de machos. As fêmeas se expuseram significativamente mais a um risco (ousadia) e gastaram mais tempo com a distribuição de um recurso alimentar para as vespas imaturas. Não houve diferença significativa entre machos e fêmeas no tempo para abandonar o ninho, e ninhos com maior número de células apresentaram vespas que voaram do ninho mais rapidamente. Nossos resultados indicam que machos, apesar de desempenhar ocasionalmente algumas tarefas no ninho, não são determinantes para sucesso reprodutivo. No entanto, a correlação negativa entre o tempo para fugir do ninho e o tamanho do mesmo, sugere que machos e fêmeas mais “medrosos” possuem uma vantagem. Por fim, a realização de atividade de cuidado com a prole por machos na presença de fêmeas ocorre, mas de forma esporádica.

Palavras-chave: Insetos sociais; Razão sexual; Ousadia; Divisão de tarefas.

ABSTRACT

In eusocial insects, subordinate females perform brood care as a way to obtain direct and indirect fitness. Some observed behaviors are the distribution of food to sister larvae and the protection against invaders to the nest. Males have a short life and, in general, do not participate in these tasks. However, data on the behavior of males of social hymenopterans are still scarce. This scientific gap is even deeper if we consider tropical eusocial wasps that are endemic to Brazil. This study aimed to identify differences in the behavior of males and females of *Mischocyttarus nomurae*, investigating whether the number of offspring is related to the behavior of males and females. 46 nests were sampled at the UFC Campus do Pici. After a 14-month demographic census aiming to monitoring the population on campus, experiments were carried out, in situ, in 28 nests. Two measures of boldness and one of brood care were measured. A total of 48 males and 352 females responded to 3 tests. A positive and significant relationship was found between reproductive success (number of immature) and the number of females per nest, but not with the number of males. Females were significantly bolder and spent more time distributing a food resource to immature wasps. There was no significant difference between males and females in the time to leave the nest, and nests with a higher number of cells showed wasps that flew from the nest more quickly. Our results indicate that males, despite occasionally performing some tasks in the nest, are not determinants for reproductive success. However, the negative correlation between the time to escape from the nest and the size of the nest suggests that males and females that are more "fearful" have a reproductive advantage. Finally, brood care by males in the presence of females occurs, but sporadically.

Keywords: Social insects; Sex ratio; Boldness; Task partitioning.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURA 1 – MACHO E FÊMEA DE <i>MISCHOCTYTARUS NOMURAE</i>	15
FIGURA 2 - MANIPULAÇÃO PARA MARCAÇÃO DE VESPA	16
FIGURA 3. MAPA DA DISTRIBUIÇÃO DE NINHOS PARA TESTES DE COMPORTAMENTO	17
FIGURA 4 - NINHO DE <i>MISCHOCTYTARUS NOMURAE</i> IDENTIFICADO.....	17
FIGURA 5 - EXEMPLIFICAÇÃO DO TESTE DO MEL.....	19
FIGURA 6 - EXEMPLIFICAÇÃO DO TESTE DO SOPRO, COM BOMBA DE AR EM EVIDÊNCIA	20
FIGURA 7 - GRÁFICO DE LINHA DA ABUNDÂNCIA DURANTE O PERÍODO SET/2018-NOV/2018	22
FIGURA 8 - RAZÃO SEXUAL DURANTE O ANO.....	23
FIGURA 9 - INTERAÇÃO DO NÚMERO DE MACHOS E FÊMEAS POR NINHO E NÚMERO DE IMATUROS	24
FIGURA 10 - BOXPLOT DA INTERAÇÃO ENTRE SEXO E TEMPO DO COMPORTAMENTO	25
FIGURA 11 - INTERAÇÃO DO TAMANHO DO NINHO E TEMPO PARA VOAR ..	26

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1	<i>Mischocyttarus nomurae</i>	14
2.2	Censo de ninhos no Campus do Pici - UFC.....	15
2.3	Identificação e marcação dos ninhos	16
2.4	Testes de comportamento	18
2.4.1	Teste do Mel	18
2.4.2	Teste do Sopro.....	19
2.5	Análises estatísticas	20
4	RESULTADOS	22
5	DISCUSSÃO	27
6	CONCLUSÃO.....	29
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	30

1 INTRODUÇÃO

Dentre os insetos da ordem Hymenoptera, alguns são considerados eussociais por apresentarem 3 características principais: sobreposição de gerações, cooperação no cuidado com a prole e abdicação da reprodução por castas (DAVIES; KREBS; WEST, 2012). As fêmeas que não se encarregam da reprodução assumem as atividades de cuidado com o ninho. Algumas das atividades realizadas são o forrageamento, com posterior estoque de comida nas células e distribuição de alimento para a prole imatura; construção de células e defesa do ninho contra invasores (GORDON, 1996); (ROSS; MATTHEWS, 1991).

São poucos os estudos que consideram o comportamento de machos e seu impacto na dinâmica e no sucesso do ninho, já que as fêmeas são as responsáveis por coordenar e realizar o polietismo na colônia (ROSS; MATTHEWS, 1991). Algumas observações indicaram a capacidade de machos de *Polistes major* de alimentar as larvas na presença de fêmeas (CAMERON, 1986); no entanto, isso ocorreu por observações livres, em períodos de tempo diferentes e em ninhos geograficamente distantes. Os machos observados recebiam, primariamente, benefício ao se alimentarem e não estavam agindo de forma altruísta, sendo um resultado consistente com a teoria de seleção de parentesco de Hamilton (HAMILTON, 1972). Machos de *Ropalida marginata* foram testados para compreender se há, neles, uma ausência de pré-adaptação e habilidade intrínseca que impossibilite a existência de machos da casta de trabalhadores (SEN, 2006). Encontrou-se que os machos são capazes de alimentar as larvas, mesmo que com menor eficiência do que as fêmeas. Outro ponto é que, neste estudo com *Ropalida marginata*, os machos foram testados na ausência de fêmeas e com excesso de comida oferecida, como uma forma de induzir o comportamento.

Resultado semelhante foi encontrado em um estudo com *Microstigmus nigrophthalmus* (LUCAS; FIELD, 2011). Os machos dessa espécie foram observados afastando e perseguindo intrusos para fora do ninho como uma forma de defesa ativa, e a presença de machos teve efeito significativo na sobrevivência das vespas imaturas quando fêmeas eram retiradas. Uma hipótese apresentada para explicar os comportamentos dos machos de Hymenoptera é a “live hard, die young” (“tenha uma vida rápida/dura, morra cedo”). Segundo essa hipótese, o tempo curto de vida dos machos seria compensado pela maximização da busca por possíveis cópulas (HEINZE, 2016), o que é consistente com a ausência de machos da casta trabalhadora. Uma exceção é a vespa *Mischocyttarus mastigophorus*. Os machos dessa espécie são dominantes em relação às fêmeas, apresentando comportamentos agonísticos e agressivos com elas. Além disso, os machos apresentam longa vida, permanecendo por pelo menos um mês no ninho; não

forageiam, mas consomem uma quantidade alta e desproporcional de alimento fornecido pelas fêmeas trabalhadoras; realizam poucas atividades de cuidado com o ninho, mas contribuem um pouco com trabalhos em outros ninhos (ODONNELL, 1999).

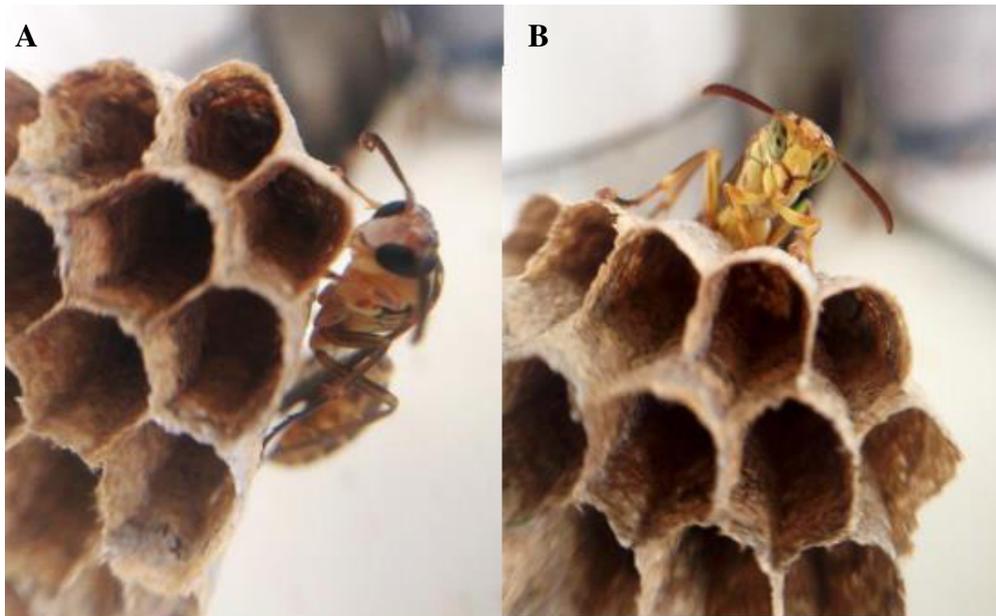
Este estudo teve como objetivo geral analisar as diferenças no comportamento de cuidado com o ninho entre machos e fêmeas de *Mischocyttarus nomurae* Richards. Estabeleceu-se, como objetivo específico, correlacionar o esforço na distribuição de um recurso alimentar, a ousadia em um contato com possível predador, o sexo e o sucesso reprodutivo. Objetivou-se, ainda, realizar o censo demográfico de ninhos de *Mischocyttarus nomurae* no Campus do Pici da Universidade Federal do Ceará e identificar possíveis variações na razão de machos/fêmeas presentes no ninho.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 *Mischocyttarus nomurae*

A vespa social basal *Mischocyttarus nomurae* pertence à família Vespidae e *Mischocyttarus* é o único gênero representante da tribo Mischocyttarini, de distribuição tropical (ROSS; MATTHEWS, 1991). A espécie *M. nomurae* é considerada endêmica do Brasil, apresentando distribuição nos estados do Ceará, norte de Minas Gerais e na Bahia. Neste último, um estudo apontou a preferência por nidificação em ambientes antropizados e em construções humanas (ROCHA, 2017). Essas vespas realizam fundação solitária de pequenos ninhos de material vegetal, com células para ovoposição menores do que 4mm (RICHARDS, 1978; ROCHA, 2017). Dimorfismo sexual (Figura 1) pode ser observado: fêmeas são mais claras e amareladas, enquanto os machos são escuros, apresentam cerdas clipeais prateadas e o segmento apical de suas antenas em forma de espiral (SILVEIRA, 2004). *M. nomurae* é ainda menos estudada do que *M. drewseni* (JEANNE, 1972), *M. cerberus styx* e *M. cassununga* (BIAGIOTTO; SHIMA, 2017), e a falta de dados básicos e descritivos dificulta a manutenção de grupos em ambientes controlados como laboratórios; por isso, este estudo foi realizado *in situ*. A população estudada habita o Campus do Pici da Universidade Federal do Ceará, em Fortaleza/Ceará, onde outro estudo comportamental já foi conduzido com sucesso (ALMIR, 2016).

Figura 1 – Macho e fêmea de *Mischocyttarus nomurae*



Fonte: Autora
à esquerda (A), um macho de *M. nomurae*, evidenciando espiral apical na antena e cerdas clipeais (coloração branca). À direita (B), fêmea de *M. nomurae*.

2.2 Censo de ninhos no Campus do Pici - UFC

Entre 28/09/2017 e 01/11/2018, em um total de 107 dias de coleta de dados, foi realizado o censo populacional de *Mischocyttarus nomurae* no Campus do Pici da UFC. Os ninhos, encontrados a partir de busca ativa, foram identificados com etiqueta de papel (Figura 3) contendo numeração individual, brasão da UFC e ilustração de um ninho, para melhorar a visualização e evitar que os ninhos fossem retirados. Todos os ninhos acompanhados foram encontrados em construções humanas. Cada vespa recebeu uma marcação individual com 3 pontos de tinta acrílica/de aeromodelismo no tórax (Figura 2). Novas vespas eram marcadas à medida que novos ninhos eram encontrados, e também quando se observava nascimento ou perda de marcação em ninhos já acompanhados.

Figura 2 - manipulação para marcação de vespa



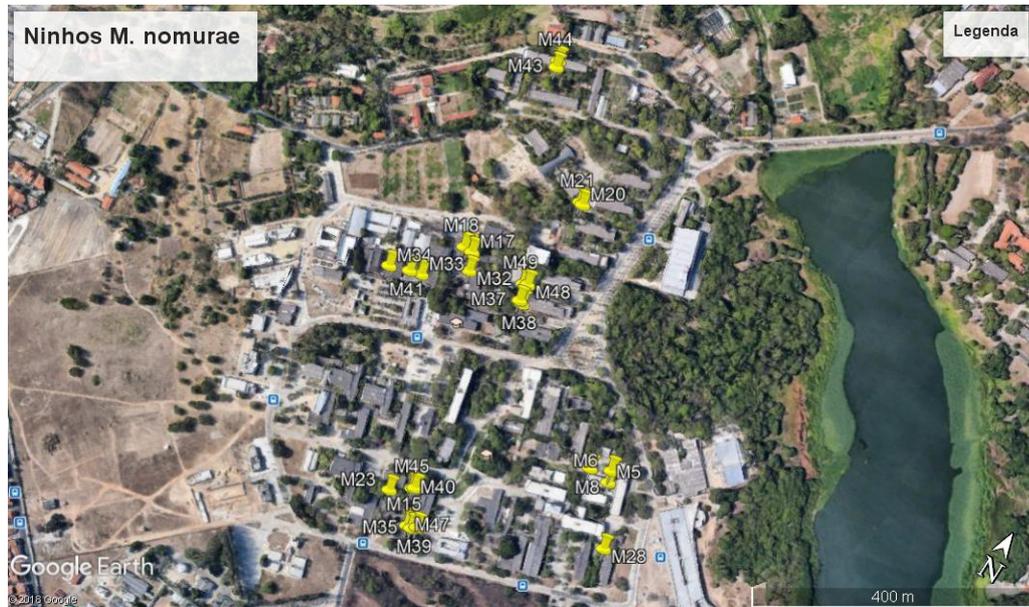
Fonte: Mateus Becco

As informações anotadas a cada visita ao ninho foram: número de fêmeas não marcadas, número de machos não marcados, indivíduos marcados, número de células, número de pupas e, quando possível visualizar, número de ovos e larvas. Nos dias em que o ninho era visitado mais de uma vez, considerou-se o maior número de fêmeas e machos obtido naquele dia. A realização do censo possibilitou estimar em que meses é mais frequente a fundação de ninhos, observar alguns comportamentos de cuidado com a prole e identificar quais áreas do Campus apresentavam maior densidade de ninhos.

2.3 Identificação e marcação dos ninhos

Uma vez localizadas as áreas com maior densidade de ninhos, iniciou-se, em agosto de 2019, a identificação de novos ninhos e a marcação individual das vespas para a realização dos dois experimentos comportamentais. As quatro áreas com maior densidade de ninhos no Campus foram identificadas como: Subárea 1 (corredores do Departamento de Física), Subárea 2 (corredores do Departamento de Geologia e do bloco administrativo do Centro de Ciências), Subárea 3 (corredor central do Centro de Tecnologia, corredor do Departamento de Engenharia de Pesca e do Departamento de Engenharia Agrícola) e Subárea 4 (Corredores do Departamento de Engenharia Elétrica e Engenharia Mecânica).

Figura 3. Mapa da distribuição de ninhos para testes de comportamento



Fonte: Autora e Google Earth

Figura 4 - Ninho de *Mischoctyttarus nomurae* identificado



Fonte: Autora

Os ninhos foram identificados com as mesmas etiquetas utilizadas para o censo (Figura 3). Novos ninhos, quando encontrados nas proximidades de ninhos já acompanhados, foram identificados e suas vespas foram marcadas durante todo o período de testes. A marcação seguiu os mesmos padrões da utilizada no período de censo; no entanto, a marcação de novas vespas

só ocorria nos dias em que elas não seriam testadas, para evitar alterações em seu comportamento.

2.4 Testes de comportamento

Para mensurar as diferenças de comportamento entre machos e fêmeas, foram realizados dois testes de comportamento envolvendo o cuidado com o ninho e com a prole. A duração total planejada para a fase dos testes foi de 8 semanas consecutivas. Um ninho (M55) foi testado uma única vez; após o primeiro e único teste, as vespas o abandonaram. Cada dia da semana foi dedicado a testar uma subárea: os ninhos da subárea 1 eram testados nas segundas-feiras; os ninhos da subárea 2 eram testados nas terças-feiras; os ninhos da subárea 4 eram testados nas quintas-feiras e os ninhos da subárea 3 eram testados nas sextas-feiras. Houve uma exceção, no entanto, nos ninhos da subárea 3. Eles precisaram ser testados dois dias em uma mesma semana (na segunda, dia 18/10/2019, e na sexta, dia 22/10/2019), devido a um feriado no dia de testes anteriormente previsto (dia 15/11/2019). Testes iguais eram realizados em semanas alternadas, de modo com que a repetição dos testes ocorresse a cada 15 dias. Um par de testes nos ninhos M15, M45, M5 e M28, no entanto, aconteceu com um intervalo de 7 dias. Caso nenhuma vespa estivesse presente no momento do teste, o ninho era revisitado ao final do turno de testes daquele dia. Se as vespas ainda estivessem ausentes, o teste da semana seguinte era mantido intacto. Estabeleceu-se previamente a ordem em que os ninhos seriam visitados em cada dia de teste. Dessa forma, a cada semana, os ninhos eram testados em horários diferentes e alternados, a fim de evitar o possível efeito do horário da coleta dos dados. Após cada teste, foram anotados os dados do ninho (número de fêmeas; número de machos; número de células, de ovos, de larvas e de pupas).

2.4.1 *Teste do Mel*

O teste do mel (Figura 4) era realizado depositando, no ninho, uma gota de mel de abelha (medida a partir do topo de um alfinete). A vespa ficava livre para se alimentar diretamente do mel, dividir com algum companheiro de ninho, e também poderia acessar as células para distribuir o mel, estocando-o ou alimentando as larvas. A duração da gravação em cada teste foi de 8 minutos. Foi medido o tempo em que a vespa se alimentava diretamente do mel e o tempo distribuindo o mel pelas células. Para as análises, utilizou-se o tempo de distribuição do mel por cada indivíduo (fêmeas e machos), contabilizando, também, as vespas

que recebiam o mel de uma companheira de ninho. Esse teste foi escolhido para medir o tempo investido na alimentação da prole e na estocagem de alimento nas células do ninho.

Figura 5 - Exemplificação do teste do mel



Fonte: Autora

2.4.2 *Teste do Sopro*

No teste do sopro (Figura 5), foi utilizada uma bomba manual, comumente usada para encher colchões infláveis (modelo 12'' Air Hammer Inflation Pump, da marca Air Toolz-Bestway), e um aplicativo de metrônomo para celular (Metrônomo Cifra Club), configurado para frequência de 1 segundo. A duração do teste era de 60 segundos, em que, a cada segundo, um sopro era realizado com a bomba. Duas variáveis foram mensuradas: o tempo em que a vespa estava exposta diretamente ao sopro (não escondida atrás do ninho) e o tempo para voar, abandonando o ninho. Caso todas as vespas voassem, o teste era finalizado; caso uma vespa chegasse no meio do teste, seus dados não eram contabilizados. Esse teste foi utilizado para medir a ousadia, uma das cinco dimensões de personalidade propostas por Réale *et al* (2007) e que afetam as interações sociais e podem impactar na sobrevivência do indivíduo. Nesse teste, era aferido quanto tempo as vespas levariam para abandonar o ninho, ou, se decidissem ficar, quanto tempo ficariam expostas diretamente à ameaça.

Figura 6 - exemplificação do teste do sopro, com bomba de ar em evidência



Fonte: Autora

2.5 Análises estatísticas

Para a análise dos dados do censo demográfico, foi utilizado o programa Excel (versão 2016; Microsoft Office 16). Para encontrar a distribuição da abundância de vespas ao longo do ano, foi utilizada a razão *número de vespas/número de ninhos encontrados no mês/ número de censos realizados no mês*. Essa razão foi calculada com o número total de vespas (fêmeas+machos), e também separadamente com o número de vespas de cada sexo. Foi utilizado o valor de *número de censos realizados no mês*, pois os meses tiveram uma grande variação no número de censos realizados. Para encontrar a variação da razão sexual ao longo do ano, fez-se uso dos dados de *abundância de machos/ abundância de fêmeas*, acima explicados, para todo o período de coleta de dados do censo.

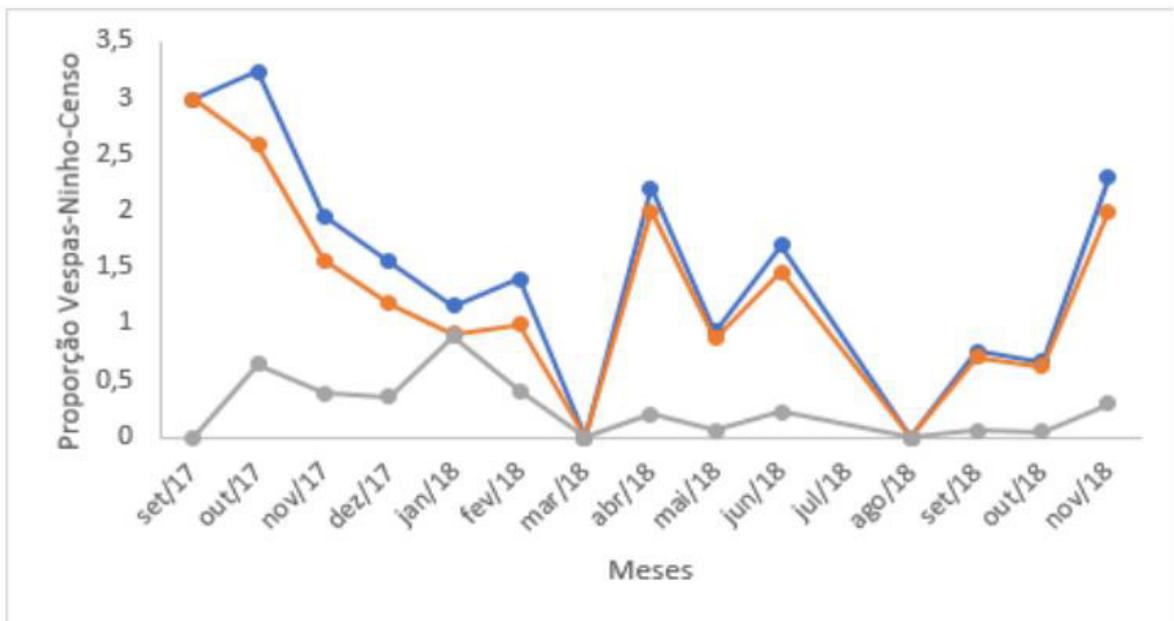
Para a análise dos dados dos testes de comportamento, foi utilizado o programa estatístico R versão 2.15.2 ou superior (R Development Core Team 2012, 2017). Foram utilizados Modelos Lineares Generalizados Mistos (GLMMs) com erro normal (RHODES, 2015) para calcular a interação entre o número de fêmeas, número de machos, o tempo de realização do comportamento, o número de células e o número de imaturos (soma de ovos, larvas e pupas). Foram utilizados GLMMs, seguidos de chi-quadrado de Wald para Análise da Tabela de Desvio. O sexo foi escolhido como variável explicativa, enquanto o número de imaturos e o tempo de realização do comportamento foram variáveis resposta. Por fim, a interação entre o sexo e o tempo de realização do comportamento foram escolhidas como

variáveis explicativas na última análise, enquanto o número de células foi a variável resposta. Modelos com delta AIC (Critério de Informação de Akaike) acima de 4 foram considerados nos resultados.

4 RESULTADOS

A abundância da população total estudada variou durante o ano, assim como a abundância por sexo (Figura 6). Os meses de maior abundância total foram setembro/2017, outubro/2017 e novembro/2018. No entanto, é possível observar meses (outubro/2017 e janeiro/2018) em que o número de vespas fêmea diminuiu em relação ao mês anterior, ao passo que o número de vespas macho aumentou. A variação referente ao sexo é melhor retratada quando calculamos a razão abundância de machos ÷ abundância de fêmeas (Figura 7). Neles, é possível observar que os meses de dezembro/2017, janeiro/2018 e fevereiro/2018 apresentaram os maiores valores de razão sexual. O mês de janeiro, especificamente, apresentou razão próxima a 1, indicando uma maior disponibilidade de machos por fêmeas na população.

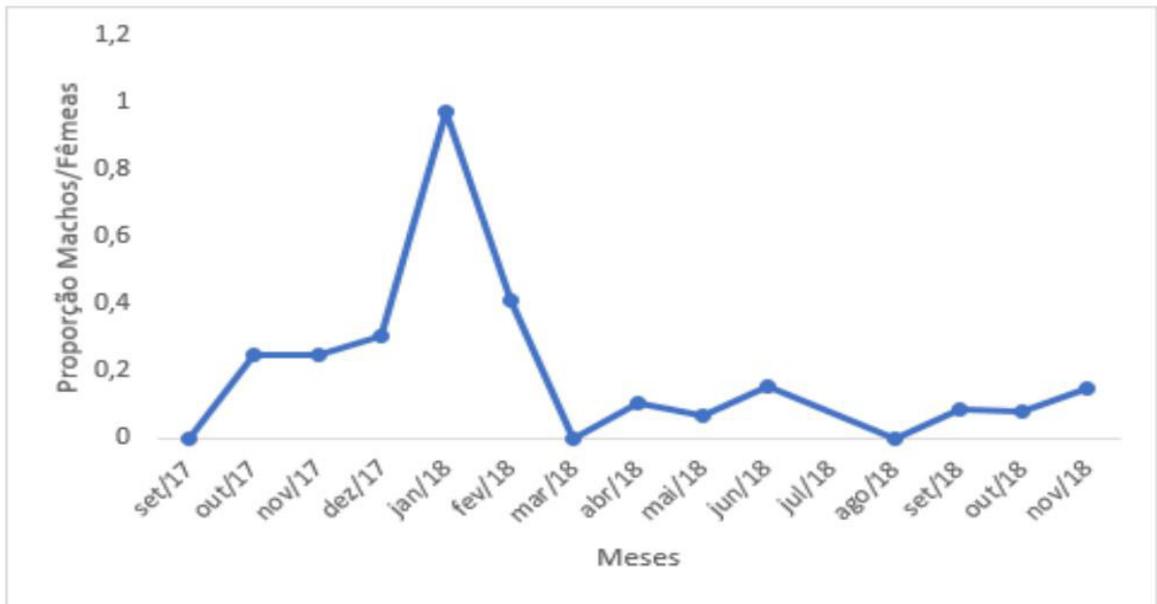
Figura 7 - Gráfico de linha da abundância durante o período set/2018-nov/2018



Fonte: Elaborado pela autora

Gráfico de linha que mostra a abundância de vespas ao longo do ano, a partir da proporção vespas/ninhos/número de censos. A linha azul é a abundância do total de vespas (soma de machos e fêmeas), enquanto a linha laranja é a abundância de fêmeas e a linha cinza é a abundância de machos.

Figura 8 - Razão sexual durante o ano

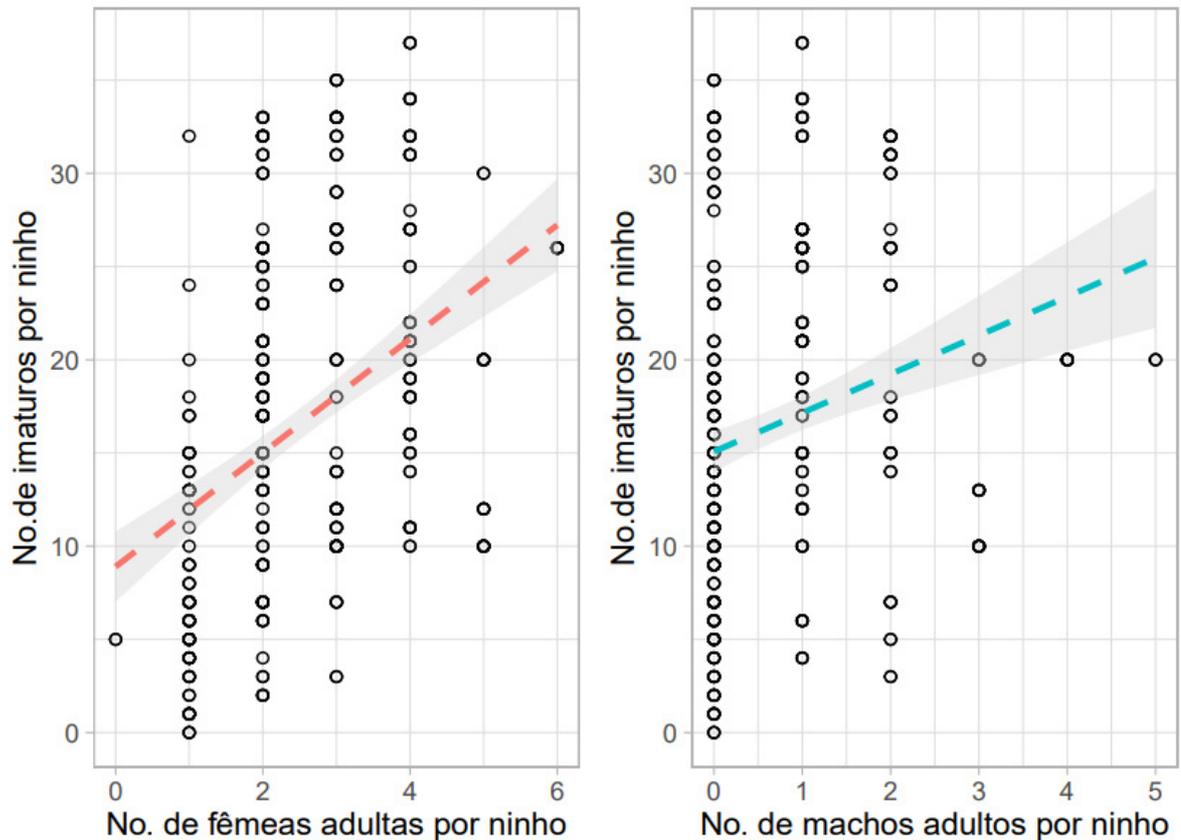


Fonte: Elaborado pela autora

Gráfico de linha da variação da razão sexual machos/fêmeas durante o ano, utilizando os dados de abundância para os sexos.

A influência do número de vespas adultas por ninho sob o número de imaturos (Figura 8) foi significativa apenas para fêmeas (GLMM coef.= 1.465, $P << 0.001$; intervalo de confiança: 0.633 e 2.297). Para machos, o valor não foi significativo (GLMM = 0.308, $P = 0.550$; intervalo de confiança: -0.7033729 e 1.3190762). No entanto, a presença do número de machos é necessária para a configuração do modelo (delta AIC < 4).

Figura 9 - Interação do número de machos e fêmeas por ninho e número de imaturos



Fonte: Elaborado por Lorenzo Zanette

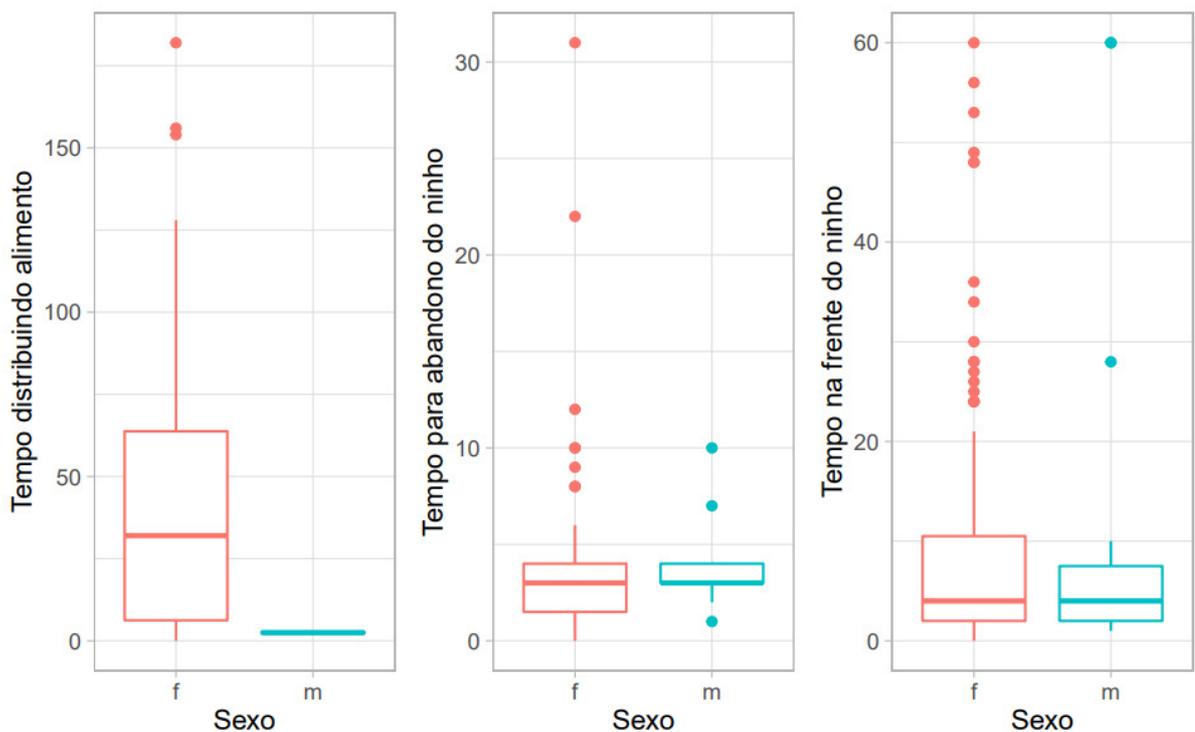
Gráfico de regressão relacionando o número de fêmeas (linha vermelha) e machos (linha azul) adultos presentes no ninho e o número de imaturos (ovos, larvas e pupas).

As diferenças entre os sexos na realização dos comportamentos testados (Figura 9) se mostrou significativa apenas no tempo de distribuição do mel (Chi-quadrado: 36.620, $P << 0.001$) e no tempo exposto em frente ao ninho (Chi-quadrado: 9.421, $P: 0.002$). A diferença entre os sexos no tempo para voar do ninho não foi significativa (Chi-quadrado: 3.1635, $P: 0.0753$), apesar do P estar próximo da significância estatística adotada. Para machos, a média do tempo distribuindo mel foi de 2,5 segundos; a média de tempo exposto na frente do ninho foi 9,708 segundos; e a média do tempo para voar foi de 3,85 segundos. Para fêmeas, a média

do tempo do tempo para voar foi de 4 segundos; a média do tempo distribuindo mel, de 42,73 segundos; enquanto a média do tempo exposto na frente do ninho foi de 9,708.

O efeito do tempo dos comportamentos sobre o número de imaturos, quando controlado o número de células e considerando o tempo de diferentes sexos, não apresentou significância. O tempo distribuindo o mel apresentou P de 0.866, o tempo para voar teve P de 0.127 e o tempo na frente do ninho teve P de 0.121. No entanto, quando o tamanho do ninho (número de células) foi admitido como variável resposta a ser explicada pelo tempo do comportamento (Figura 10), houve interação significativa apenas com o tempo para voar, apresentando tendência negativa (P: 0.003; Intervalo de confiança: -0.327 e -0.067).

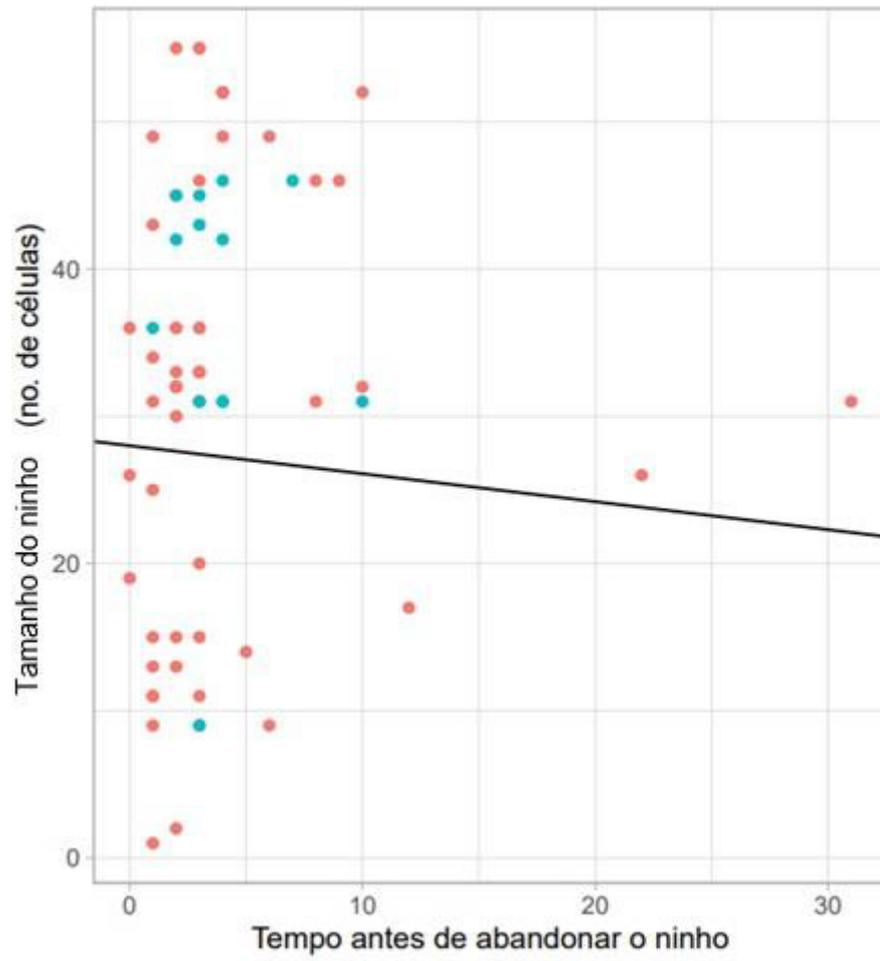
Figura 10 - Boxplot da interação entre sexo e tempo do comportamento



Fonte: Elaborado por Lorenzo Zanette

Boxplot que compara, entre os sexos, o tempo aferido na realização de cada comportamento. Em vermelho, fêmeas; em azul, machos.

Figura 11 - Interação do tamanho do ninho e tempo para voar



5 DISCUSSÃO

Os dados encontrados no censo demográfico realizado apresentam variação na abundância da população de vespas durante o período estudado. Foi possível observar uma queda na abundância de ninhos e de vespas nos meses da quadra pré-chuvosa e chuvosa (FERREIRA, 2005; FUNCEME, 2019). Esse resultado, alinhado à preferência observada pela nidificação em construções humanas e protegidas contra a chuva, aponta para uma sensibilidade de *Mischocyttarus nomurae* à chuva e umidade. Resultado semelhante foi encontrado e discutido em um trabalho com uma população de *M. nomurae* do Centro-Sul da Bahia, que levantou a possibilidade da escolha de sítios de nidificação protegidos do sol e da chuva, apesar de maior frequência de ninhos próximos a um rio da região (ROCHA, 2017).

A variação da razão sexual na população também foi observada, com um pico próximo a 1 no mês de janeiro. Isso indica uma disponibilidade próxima a 1:1, de machos para fêmeas, na população; nos demais meses censeados, essa proporção não passava de 4:10, se mantendo próxima a 1:10.

Seger (1983) discutiu essa alteração da razão sexual em himenópteros de ciclo parcialmente bivoltinos, em que o macho tem seu valor reprodutivo alterado durante as estações pela presença de machos da estação anterior. *Mischocyttarus drewseni* (JEANNE, 1972) e *Mischocyttarus mexicanus* (LITTE, 1977) fundam ninhos durante todo o ano, abandonando-o após 6 meses. Por causa da fundação assíncrona, machos estão presentes durante todo o ano e essa proporção sexual também é variável. O ciclo de *M. nomurae*, no entanto, não foi descrito até hoje, o que dificulta a compreensão dos motivos e do impacto da variação da razão sexual na população.

A execução do censo enfrentou algumas dificuldades que podem ter afetado os dados e que devem ser contornadas em uma possível e futura descrição da população e do ciclo da espécie. Nos meses de férias, o número de visitas aos ninhos era menor do que nos meses de aula. No mês de julho/2017, por exemplo, não houve censo. Parte desse viés foi contornado ao utilizar a razão número de vespas/número de ninhos/número de censos por mês; entretanto, uma maior constância no número de censos por mês seria necessária para entender as variações da abundância de vespas. Outra dificuldade enfrentada foi a perda de ninhos que, mesmo com etiqueta fixada solicitando que eles fossem mantidos, eram retirados pelos funcionários da zeladoria do Campus.

Os resultados encontrados para as análises de comportamento confirmam que a presença das fêmeas tem relação positiva com o número de imaturos nos ninhos. A inexistência dessa relação no caso dos machos indica para a o efeito diferencial das fêmeas em investir mais no fitness, mesmo que indireto (DAVIES; KREBS; WEST, 2012). Dessa forma, pode-se entender que o sucesso do ninho se dá pela presença de fêmeas. No entanto, a necessidade da presença do número de machos na construção do modelo estatístico indica para um efeito existente por parte deste sexo.

A distribuição, pelos machos, de alimento às larvas já foi observada por Jeanne (1972), O'Donnell (1995 & 1999) e Sen (2004), enquanto a defesa do ninho contra predadores foi observada por Lucas & Field (2011). Neste trabalho, encontrou-se que as fêmeas passam tempo significativamente maior distribuindo o mel para as larvas e apresentam maior bravura do que os machos, na hora de se expor a um predador. No entanto, não foi encontrada diferença significativa entre os sexos no tempo para abandonar o ninho.

Não houve, também, interação entre o tempo de realização dos 3 comportamentos e o número de imaturos. Esse resultado é interessante pois, em um dos poucos trabalhos de comportamento realizados com *Mischocyttarus nomurae* (ALMIR, 2016), encontrou-se que vespas fêmeas respondiam a um teste semelhante de sopro e eram consistentes em sua repetibilidade de ousadia. Essa ousadia não influenciou o número de imaturos do ninho; em contrapartida, a flexibilidade comportamental em atividade, agressividade e exploração tiveram efeito no sucesso reprodutivo.

Há, entretanto, que considerar que a mensuração de larvas e ovos utilizada no presente trabalho como parte da medida de fitness (número de imaturos) não é completamente segura. Isso acontece pois *Mischocyttarus nomurae* constrói ninhos com células de pequeno diâmetro (ROCHA, 2017), que torna difícil a diferenciação a olho nu de ovos e larvas. Na execução deste trabalho, adotou-se uma postura conservadora de apenas contabilizar ovos e larvas quando conseguisse diferenciá-las com precisão. Dessa forma, a interação negativa entre número de células (tamanho do ninho) e tempo para abandoná-lo, tanto para machos como para fêmeas, é um resultado mais seguro e interessante, já que a contagem de células é mais acurada.

Os resultados indicam que ninhos maiores apresentam vespas mais medrosas, que escolhem abandonar o ninho a continuar se expondo a um possível predador. Por fim, a execução de atividades de cuidado com o ninho e com o fitness indireto por parte dos machos ocorre mesmo na presença de fêmeas, mesmo que em menor frequência e sem efeitos estatísticos de relação com o número de imaturos e com o sucesso do ninho.

6 CONCLUSÃO

Conclui-se que há variações mensais na abundância de *Mischocyttarus nomurae*, assim como na disponibilidade de machos na população. A presença de machos no ninho não é determinante para o sucesso reprodutivo, mas eles são capazes de realizar tarefas de cuidado com o ninho na presença de fêmeas. Por fim, há uma vantagem reprodutiva, tanto para machos quanto para fêmeas, em ser “medroso” ao abandonar o ninho e não se expor a um possível predador.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMIR, João Paulo Silva. **PERSONALIDADES INFLUENCIAM O SUCESSO REPRODUTIVO DE VESPAS EUSSOCIAIS PRIMITIVAS?** 2016. 24 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Biologia, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2016.
- BIAGIOTTO, Renan Hohendorff; SHIMA, Sulene Noriko. Comparative Study of the Development of *Mischocyttarus cassununga* Von Ihering and *Mischocyttarus cerberus* styx Richards Colonies (Hymenoptera, Vespidae, Mischocyttarini). **Entomobrasilis**, [S.L.], v. 10, n. 3, p. 170-177, 29 dez. 2017. Entomo Brasilis. <http://dx.doi.org/10.12741/ebrasilis.v10i3.710>.
- CAMERON, S. A. Brood care by males of *Polistes major* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 59, n. 1, p. 183-185, 1986.
- DAVIES, Nicholas B.; KREBS, John R.; WEST, Stuart A.. **An Introduction to Behavioural Ecology**. 4. ed. Oxford: Wiley-Blackwell, 2012.
- FERREIRA, Antonio Geraldo; MELLO, Namir Giovanni da Silva. PRINCIPAIS SISTEMAS ATMOSFÉRICOS ATUANTES SOBRE A REGIÃO NORDESTE DO BRASIL E A INFLUÊNCIA DOS OCEANOS PACÍFICO E ATLÂNTICO NO CLIMA DA REGIÃO. **Revista Brasileira de Climatologia**, [S.L.], v. 1, dec. 2005. ISSN 2237-8642. Disponível em: <<https://revistas.ufpr.br/revistaabclima/article/view/25215/16909>>. Acesso em: 01 apr. 2021. doi:<http://dx.doi.org/10.5380/abclima.v1i1.25215>.
- FUNCEME. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. **Pré-Estação: entenda o período que antecede a quadra chuvosa do Ceará**. 2019. Disponível em: <http://www.funceme.br/?p=5963>. Acesso em: 30 mar 2021.
- GORDON, Deborah M.. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, [S.L.], v. 380, n. 6570, p. 121-124, 14 mar. 1996. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/380121a0>.
- HAMILTON, W D. Altruism and Related Phenomena, Mainly in Social Insects. **Annual Review Of Ecology And Systematics**, [S.L.], v. 3, n. 1, p. 193-232, nov. 1972. Annual Reviews. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.001205>.
- HEINZE, Jürgen. The male has done his work — the male may go. Current Opinion In **Insect Science**, [S.L.], v. 16, p. 22-27, ago. 2016. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cois.2016.05.005>.
- JEANNE, Robert L. Social biology of the neotropical wasp *Mischocyttarus drewseni*. **Bulletin Of The Museum Of Comparative Zoology At Harvard College**, [s. l.], v. 144, p. 63-150, jan. 1972.
- LITTE, Marcia. Behavioral ecology of the social wasp, *Mischocyttarus mexicanus*. **Behavioral Ecology And Sociobiology**, [S.L.], v. 2, n. 3, p. 229-246, set. 1977. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/bf00299737>.

LUCAS, Eric R.; FIELD, Jeremy. Active and effective nest defence by males in a social apoid wasp. **Behavioral Ecology And Sociobiology**, [S.L.], v. 65, n. 8, p. 1499-1504, 3 mar. 2011. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-011-1159-5>.

O'DONNELL, Sean. Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux**, [S.L.], v. 42, n. 1, p. 17-29, mar. 1995. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1007/bf01245696>.

O'DONNELL, Sean. The Function of Male Dominance in the Eusocial Wasp, *Mischocyttarus mastigophorus* (Hymenoptera: Vespidae). **Ethology**, [S.L.], v. 105, n. 3, p. 273-282, mar. 1999. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1439-0310.1999.00382.x>.

R CORE TEAM (2012). **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

RÉALE, Denis *et al.* Integrating animal temperament within ecology and evolution. **Biological Reviews**, [S.L.], v. 82, n. 2, p. 291-318, maio 2007. Wiley. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-185x.2007.00010.x>.

RHODES, Jonathan R.. **Mixture models for overdispersed data**. **Ecological Statistics**, [S.L.], p. 284-308, 29 jan. 2015. Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199672547.003.0013>.

RICHARDS, O.W. 1978. **The social wasps of the Americas excluding the Vespinae**. London: British Museum (Natural History).

ROCHA, Agda Alves da. **Biologia, organização social e ecologia comportamental de *Mischocyttarus nomurae* Richards, 1978 (Hymenoptera, Vespidae)**. 2017. 154 f. Tese (Doutorado) - Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, (Zoologia), Universidade Estadual Paulista, Rio Claro - Sp, 2017.

ROSS, Kenneth G.; MATTHEWS, Robert W.. **The Social Biology of Wasps**. Ithaca, Ny: Cornell University Press, 1991.

SEGER, Jon. Partial bivoltinism may cause alternating sex-ratio biases that favour eusociality. **Nature**, [S.L.], v. 301, n. 5895, p. 59-62, jan. 1983. Springer Science and Business Media LLC. <http://dx.doi.org/10.1038/301059a0>.

SEN, Ruchira; GADAGKAR, Raghavendra. Males of the social wasp *Ropalidia marginata* can feed larvae, given an opportunity. **Animal Behaviour**, [S.L.], v. 71, n. 2, p. 345-350, fev. 2006. Elsevier BV. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.04.022>.

SILVEIRA, Orlando Tobias. The male of *Mischocyttarus nomurae* Richards, with a re-examination of the limits and contents of the *M. cerberus* species group (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae, Mischocyttarini). **Revista Brasileira de Entomologia**, [s. l.], v. 48, n. 3, p. 335-338, set. 2004.